

Die maximale Wurzelsaugkraft als ökologischer Faktor

Jiřina S l a v í k o v á

Botanisches Institut der Karls-Universität, Benátská 2, Praha 2

Abstrakt — Mittels der refraktometrischen Kompensationsmethode wurde die maximale Wurzelsaugkraft (d. i. der erreichte Wert beim dauernden Welken der oberirdischen Teile) bei 18 phytozönologisch wichtigen Kräutern aus einer Auen- und xerothermen Phytozönose mit *Fraxinus excelsior* L. bestimmt. Die Messungen wurden an natürlichen Standorten und in Topfversuchen durchgeführt. Die Kombination der nach Arten spezifischen maximalen Wurzelsaugkraft mit der Morphologie (Tiefe) des Wurzelsystems erwies sich als ein entscheidender ökologischer Faktor der Wasserversorgung beim Sinken der Bodenfeuchtigkeit.

Die Intensität der Wasserabsorption aus dem Boden durch die Wurzeln hängt vom Gradienten der Saugkraft zwischen dem Boden und den aktiven Wurzeln ab. Deshalb ist die Saugkraft einer der entscheidenden Faktoren, die die Wasserversorgung der Pflanzen bestimmen, und dies insbesondere bei niedriger Bodenfeuchtigkeit, wenn die Bodensaugkraft infolge der Austrocknung progressiv steigt.

Die absoluten Werte der Wurzelsaugkraft lebender Pflanzen bewegen sich in einem Bereich, der, wie sich erwies und weiter ausgeführt werden soll, den Arten nach spezifisch ist. Sie ändern sich im Bereiche zwischen zwei Kardinalpunkten, die je nach dem Stand des Wasserhaushaltes des Bodens und der Pflanze gegeben sind. Den **Minimalwert der Wurzelsaugkraft** definiere ich als Saugkraft bei einer Bodenfeuchtigkeit, die der maximalen Kapillarkapazität entspricht, und zwar bei einer minimalen Intensität der Transpiration der oberirdischen Pflanzenteile. Unter diesen Bedingungen war die minimale Saugkraft in den meisten Fällen gleich oder nahe Null (im Hinblick auf die Genauigkeit der angewandten Methode, die in diesem Bereiche etwa $\pm 0,3$ atm beträgt). Als **maximale Wurzelsaugkraft** bezeichne ich den Wert, den die Wurzeln einer irreversibel unbeschädigten Pflanze erreichen können, die eben Anzeichen eines dauernden Welkens zeigt, wann die Saugkraft des Bodens der der Pflanze gleicht (SLATYER 1957). Vom Gesichtspunkte der Pflanze aus ist daher die maximale Wurzelsaugkraft durch die spezifische Eigenschaft der Pflanze, d. i. durch den Wert eindeutig bestimmt, wann die oberirdischen Teile der Pflanze zu welken anfangen. Der so definierte Wert der maximalen Wurzelsaugkraft hängt nicht von den Bodeneigenschaften ab, drückt aber gleichzeitig die Bodensaugkraft im Welkekoeffizientpunkte aus. Die maximale Wurzelsaugkraft derselben Pflanze ist auf verschiedenen Böden gleich, bei einem selbstverständlich verschiedenen Wassergehalt des Bodens, wie dies für einen bestimmten Boden die verschiedene Abhängigkeit der Bodensaugkraft vom Wassergehalt bestimmt.

Die Genauigkeit der Bestimmung der maximalen Wurzelsaugkraft hängt von der Genauigkeit der Bestimmung des Welkungskoeffizienten ab.

Den Bereich zwischen dem Minimalwert der Wurzelsaugkraft und dem Werte der Wurzelsaugkraft bei den ersten Anzeichen des dauernden Welkens der oberirdischen Pflanzenteile bezeichne ich als **Bereich der Optimalwerte der Saugkraft**. In diesem Bereich bewegt sich die Wurzelsaugkraft bei einer genügenden Wasserversorgung der Pflanze und bei der Turgeszenz der oberirdischen Teile.

Es ist bemerkenswert und wichtig, die so begrenzten Grundwerte der Wurzelsaugkraft mit den Kardinalpunkten der Hydratur für die osmotischen Werte der oberirdischen Teile (Blätter) zu vergleichen, die von WALTER (1931) bestimmt wurden und auch von seinen osmotischen Spektren (WALTER 1960) bekannt sind. Es besteht eine natürliche enge kausale Beziehung zwischen dem osmotischen Drucke des Zellsaftes und der Saugkraft und gleichzeitig besteht eine viel losere Beziehung zwischen der Saugkraft der oberirdischen Teile und der der Wurzeln. Die Hydratur der oberirdischen Teile (ob sie nun durch den osmotischen Druck des Zellsaftes oder durch die Saugkraft bestimmt ist) unterliegt den durch die Veränderlichkeit und die Heterogenität der atmosphärischen Umwelt hervorgerufenen Veränderungen (verschiedene Exposition der Blätter, momentaner Stand der Wasserbilanz), so dass WALTER (1960) einen osmotischen Maximalwert der besonnten und der beschatteten Blätter unterscheidet. Ausserdem ist die Hydratur der oberirdischen Teile sehr eng mit der Ontogenese der Pflanze verbunden, so dass man einen osmotischen Wert der jungen und der vollerwachsenen Blätter unterscheiden muss (s. WALTER 1960, p. 223).

Demgegenüber ist der Wert der Wurzelsaugkraft ein Ergebnis der Reaktion des ganzen Wurzelsystems auf eine relativ viel stabilere Bodenfeuchtigkeit und weiter reagieren die Wurzeln auf die Veränderungen in den oberirdischen Teilen mit einer ausgleichenden Verspätung. Der oberirdische Teil bleibt, wie bereits angeführt, in dieser Hinsicht bedeutend heterogen, während die Wurzelsaugkraft eine einheitliche Reaktion des ganzen Wurzelsystems darstellt, vor allem infolge des Ausgleiches zwischen den einzelnen Wurzelästen (SLAVÍKOVÁ 1966). Daher kann man die maximale Wurzelsaugkraft als einen ausdrückvolleren spezifischen Wert als den osmotischen Maximalwert (sensu WALTER 1931) der oberirdischen Teile betrachten.

Methodik, Material und Standorte

Die Wurzelsaugkraft der studierten Kräuter wurde mittels der Kompensationsmethode nach MAXIMOV et PÉTINOV (ASHBY et WOLF 1947, MAXIMOV et PÉTINOV 1948), modifiziert für das Messen der Wurzelsaugkraft (SLAVÍKOVÁ 1963a, b) gemessen.

Zum Messen wurden 18 Kräuterarten der Eschenbestände von zwei ökologisch verschiedenen Standorten gewählt:

1. Kräuter der Eschenbestände an schattigen Standorten mit einem gewöhnlich genügenden Vorrat an Bodenfeuchtigkeit. Dieser Standortstyp wurde durch Auenbestände repräsentiert. Die Kräuter wurden in einem bestimmten Bestande der Ass. *Quercus-Ulmetum carpinetosum* im Revier Kluky bei Poděbrady ausgewählt. Die an solchen Standorten wachsenden Pflanzen werden nach den anatomisch-morphologischen und physiologischen Eigenschaften als sziophile Mesophyten bezeichnet. Von diesen Mesophyten wählte ich zum Messen die folgenden 12 Arten aus: *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Geum urbanum*, *Hepatica nobilis*, *Lamium galeobdolon*, *Lamium maculatum*, *Mercurialis perennis*, *Milium effusum*, *Pulmonaria officinalis*, *Poa trivialis*, *Stellaria holostea* und *Viola riviniana*.*) Aus diesem Verzeichnis ist ersichtlich, dass es sich insgesamt um Arten handelt, die in den Phytozönosen der Auenbestände des Unterverbandes *Ulmion* mit hoher Stetigkeit vorkommen; einige von ihnen dominieren (lokal) in diesen Beständen. Die hohe Stetig-

*) Die Pflanzennamen sind nach DOSTÁL (1950) angegeben.

koitsklasse und die häufige Dominanz einiger dieser ausgewählten „Hain“-Arten zeigt, dass sie an diesen Standorten ihr ökologisches und daher auch ihr Wachstumsoptimum haben. Auf ihren phytozoologischen Wert weist der Umstand hin, dass beinahe alle gewählten Arten bis auf *Poa trivialis* und *Lamium maculatum* Klassencharakterarten des *Quercus-Fagetum* sind (MIKYŠKA 1963). Sie besitzen daher auch gleichzeitig eine hohe Stetigkeit in einem weiteren Verbands dieser Klasse, und zwar im Verband *Tilio-Acerion* KLIKA 1958; alle werden, bis auf *Geum urbanum*, als charakteristische Artenkombination der Ass. *Acereto-Carpinetum* KLIKA 1948 angegeben. Einige der gewählten Arten sind im Verzeichnis der Differentialarten des Unterverbandes *Ulmion* und des Verbandes *Carpinion* angeführt: *Fragaria vesca*, *Lamium maculatum*, *Milium effusum*, *Poa trivialis*, *Pulmonaria officinalis*, *Stellaria holostea* und *Viola riviniana* (DOVOLILOVÁ 1961).

2. Zusammen mit der Eesehe an einem warmen, gegen Süden exponierten Standorte am Talhänge des Flusses Želivka wachsende Kräuter. Dieser Standort, mit einem seichten skeletthaltigen Boden auf felsiger Unterlage, mit einem lockeren Kronenschluss der Baumschicht war infolge der Südexposition und hauptsächlich infolge der freien Sonnenstrahlung auf den Boden sehr warm. Diese Lokalität könnte man phytozoologisch als ein Entwicklungsstadium der trockenen und warmen Subassoziation der Ass. *Acereto-Carpinetum* klassifizieren. Zum Messen der Wurzelsaugkraft wurden hier die folgenden 6 Arten ausgewählt: *Calamintha clinopodium*, *Carex muricata* ssp. *contigua*, *Cynanchum vincetoxicum*, *Fragaria vesca*, *Sanguisorba minor* und *Viscaria vulgaris*. Man findet sie in xerothermen Wald- bzw. Rasengesellschaften. Zwei davon (*Calamintha clinopodium* und *Cynanchum vincetoxicum*) werden unter den Verbandscharakterarten der xerothermen Wälder des Verbandes *Quercion pubescenti-petraeae* und der Ordnung *Quercetalia pubescentis* (BR.-BL. 1931, KLIKA 1933, 1953, 1957) angegeben. *Sanguisorba minor* ist eine Klassencharakterart der xerothermen Rasengesellschaften der Klasse *Festuco-Brometea* BR.-BL. et TÜXEN 1944, wie dies KLIKA 1950 angibt. In diese Klasse der xerothermen Rasengesellschaften könnte man auch *Viscaria vulgaris* einreihen, während die restlichen beiden Arten *Fragaria vesca* und *Carex muricata* ssp. *contigua* nicht mehr so ausgesprochene Xerophyten sind.*

Bei allen diesen von zwei Standorten gewählten Arten wurde die maximale Wurzelsaugkraft gemessen (d. i. die Saugkraft, die die Pflanze bei der Erreichung des Welkungskoeffizienten hat). Ich ging dabei von der Voraussetzung aus, dass der Wert der maximalen Saugkraft am besten über die Fähigkeit der Pflanzen, auf eine Verringerung des Wassergehaltes des Bodens zu reagieren, informiert. Dieser Maximalwert begrenzt auch die Amplitude der Wurzelsaugkraft, die in dieser Hinsicht auch die Trockenresistenz der betreffenden Pflanze mitbestimmt. Weiter gilt: je höher der Wert der maximalen Wurzelsaugkraft ist, desto konkurrenzfähiger ist die Pflanze im Raume des Wurzelsystems gegenüber den mit ihr wachsenden Pflanzen, deren maximale Saugkraft niedriger ist. (Damit sollen nicht andere massgebende Faktoren der Wurzelkonkurrenzfähigkeit unterschätzt werden, wie besonders die Morfologie und Quantität des Wurzelsystems, die Intensität des Wurzelwachstums usw.) Was die Kardinalwerte der Wurzelsaugkraft betrifft, erachte ich vom synökologischen Gesichtspunkt aus die maximale Wurzelsaugkraft als den wichtigsten Wert, der das gemeinsame Vorkommen von Arten und ihre gegenseitigen Beziehungen im Wurzelraume erklären kann.

WALTER (1960, p. 238) weist bei der Beurteilung des Messens der maximalen osmotischen Werte der Blätter deutlich darauf hin, dass man beim Messen im Terrain eher auf einen Zufall angewiesen ist, ob man nämlich Pflanzen findet, deren Blätter einen maximalen osmotischen Wert haben, und dass daher die Bestimmung des maximalen osmotischen Wertes ganz von der Witterung abhängt. Die Tatsache ist bemerkenswert, dass bei einigen Pflanzenarten, die VOLK (1937, p. 142) deshalb als parastenohydratische klassifiziert, wogegen WALTER (1960, p. 209) sie als hydrostabil eurhydratisch bezeichnet, noch nie der maximale osmotische Wert erfasst wurde, weil er nur am Standort gemessen wurde.

Aus diesen hier angeführten Gründen habe ich mich nicht nur auf das Messen der maximalen Wurzelsaugkraft der im Terrain wachsenden Kräuter beschränkt, wo es oft auch technisch schwierig ist, die vorgeschriebenen Bedingungen für die Bestimmung des Welkungspunktes einzuhalten, sondern ich mass die maximale Saugkraft vor allem an in Gefässen gezogenen Pflanzen. Ich verfuhr so, dass Setzlinge aus dem Terrain in Gefässe verpflanzt und normal (durch Begiessen) 3 bis 4 Monate gezogen wurden. Nach dieser Zeit, als man bereits eine genügende Verwurzelung der Pflanze im Gefäss annehmen konnte, wurde das Begiessen eingestellt und die Pflanzen wurden so lange unbegossen belassen, bis ein irreversibles Welken einsetzte. Zu diesem

* Die Definition der Xerophyten ist nicht einheitlich, sichtlich deshalb, weil weder der Charakter noch die anatomisch-morphologischen und physiologischen Eigenschaften der gemeinsam an einem xerothermen Standort wachsenden Pflanzen einheitlich sind. Ich habe mich daher an die Definition von GENKEL (1946) gehalten.

Zeitpunkte wurde die Wurzelsaugkraft gemessen und der Wassergehalt des Bodens bestimmt.

Die lange Trockenzeit im August 1962 benützte ich dazu, um die maximale Wurzelsaugkraft einiger Kräuterarten direkt im Terrain und an den ihnen entsprechenden Standorten zu messen. Das Messen wurde an Pflanzen vorgenommen, die als irreversibel welk erschienen (Beobachtung durch zwei Tage lang). Ein anderes Kriterium zur Bestimmung des Welkungspunktes an frei im Terrain wachsenden Pflanzen habe ich aus technischen Gründen nicht benützt. Bei den folgenden Hainmesophyten wurde die maximale Wurzelsaugkraft bestimmt: *Aegopodium podagraria*, *Geum urbanum*, *Lamium maculatum* und *Mercurialis perennis*. Zum Messen der maximalen Saugkraft am Standort wurden die folgenden „Xerophyten“ ausgewählt: *Calamintha clinopodium*, *Carex muricata* ssp. *contigua*, *Cynanchum vincetoxicum*, *Fragaria vesca*, und *Viscaria vulgaris*. Von der Art *Sanguisorba minor* wurde trotz langandauernder Trockenheit am Standort nicht ein einziges welkes Exemplar gefunden. Trotzdem habe ich orientierungshalber die Wurzelsaugkraft dieser Art gemessen, die gemessenen Werte sind jedoch nicht die maximale Saugkraft, sondern sie gehören noch in den Bereich der optimalen Saugkraft.

Alle Messungen bei Topfversuchen und im Terrain wurden während der Vegetationszeit 1962 und 1963 durchgeführt.

Ergebnisse und Diskussion

Wenn man alle gemessenen Pflanzen nach steigenden Werten der maximalen Saugkraft zusammenstellt, erhält man die Reihenfolge der in Tab. I angeführten Pflanzen. Diese Reihenfolge zeigt, dass die zur Gruppe der Mesophyten gehörenden Pflanzen die niedrigsten Werte der maximalen Saugkraft (etwa bis 20 atm) aufweisen, wogegen die an xerothermen Standorten wachsenden Pflanzen am anderen Ende der Tabelle mit höheren Maximalwerten stehen. *Geum urbanum*, *Lamium maculatum* und *Poa trivialis* hatten eine verhältnismässig hohe maximale Saugkraft, obwohl sie in der Gruppe der mesophilen Pflanzen gemessen wurden; nach diesen hohen Werten sollte man sie eher in die Gruppe der „Xerophyten“ einreihen.

Die folgenden Arten hatten eine niedrige maximale Saugkraft (bis zu 20 atm): *Milium effusum*, *Asarum europaeum*, *Lamium galeobdolon*, *Viola riviniana*, *Aegopodium podagraria*, *Hepatica nobilis*, *Mercurialis perennis*, *Stellaria holostea*, *Pulmonaria officinalis*. Das Wurzelsystem aller dieser Arten ist verhältnismässig seicht und konzentriert sich meistens höchstens 10 bis 15 cm unter der Bodenoberfläche. Deshalb sind diese Arten vom Wasserhaushalte der oberen Bodenschicht abhängig und reagieren — wie aus den Messungen der Wurzelsaugkraft hervorgeht — empfindlich auf ein Sinken des Wassergehaltes der Rhizosphäre. Da aus der Empirie bekannt ist, dass Pflanzen nicht an solchen Standorten vorkommen, wo sie während ihrer Vegetationsperiode längere Zeit an Wassermangel leiden würden, so ist ihr Vorkommen an solche

Tab. I.

Maximale Wurzelsaugkraft ausgewählter Kräuterarten in atm.
(Durchschnitte von drei Messungen)

<i>Milium effusum</i>	6,3	<i>Geum urbanum</i>	26,9
<i>Asarum europaeum</i>	10,6	<i>Fragaria vesca</i>	28,1
<i>Lamium galeobdolon</i>	13,8	<i>Carex muricata</i> ssp. <i>contigua</i>	28,6
<i>Viola riviniana</i>	15,5	<i>Lamium maculatum</i>	28,8
<i>Aegopodium podagraria</i>	15,9	<i>Poa trivialis</i>	36,0
<i>Hepatica nobilis</i>	19,2	<i>Cynanchum vincetoxicum</i>	37,0
<i>Mercurialis perennis</i>	19,6	<i>Viscaria vulgaris</i>	43,7
<i>Stellaria holostea</i>	19,8	<i>Sanguisorba minor</i>	48,3
<i>Pulmonaria officinalis</i>	20,7	<i>Calamintha clinopodium</i>	53,0

Böden gebunden, in deren oberen Bodenhorizonten der Wassergehalt längere Zeit hindurch nicht so weit sinkt, dass die Bodensaugkraft 20 atm übersteigt. Für die genannten Kräuter bestehen daher optimale Bedingungen in Auenbeständen oder feuchten Schuttgesellschaften des Verbandes *Tilio-Acerion*. Die verhältnismässig geringe Spannweite zwischen der minimalen und maximalen Wurzelsaugkraft begrenzt die Amplitude der Standorte dieser Pflanzen. Man kann sie als Stenohydre bezeichnen, analog dem von VOLK (1937) und WALTER (1960) für Pflanzen mit einer kleinen Amplitude zwischen dem optimalen und maximalen osmotischen Wert der Blätter benützten Begriff.

Bei *Geum urbanum* und *Lamium maculatum* erreichte die maximale Wurzelsaugkraft 27 bis 29 atm. Diese beiden Arten konzentrieren ihr Wurzelsystem, ebenso wie die vorhergehenden, auch nur im oberen Bodenhorizonte, aber die Fähigkeit, die Wurzelsaugkraft bei Austrocknung dieses Rhizosphärenhorizontes zu erhöhen, ermöglicht es, dass diese beiden Arten Standorte mit einer breiteren ökologischen Amplitude besiedeln können als die vorhergehenden. Dies zeigt sich auch darin, dass diese Arten nicht nur an feuchten Standorten in Auen- und Schuttwäldern, sondern auch in den trockeneren Gesellschaften des *Carpion*-Verbandes wachsen.

Eine ungewöhnliche, nicht vorausgesetzte, maximale Wurzelsaugkraft hatte *Poa trivialis* (36 atm). Die hohe Saugkraft zeigt, dass diese Pflanze ein grosses Sinken des Wassergehaltes der Rhizosphäre verträgt, wann der Welkungspunkt erst erreicht ist. Das Wurzelsystem ist gleichfalls in den oberen 15 bis 20 cm des Bodens konzentriert. Auf Grund dieser Fähigkeit könnte diese Pflanze an trockenen Standorten (mit einem niedrigen Wassergehalt) wachsen. Da aber die trockenen Standorte auch gleichzeitig mehr von der Sonne beschienen werden, so scheint es, dass infolge des szioophilen anatomischen Baues der Blätter die Pflanze an solchen Standorten an einer übermässigen Transpiration leiden würde; sie wächst daher eher an schattigen Stellen, wo sie aber infolge der Fähigkeit, ihre Saugkraft mehr als die übrigen in der gleichen Rhizosphäre wurzelnden Sziophyten zu erhöhen, konkurrenzfähiger ist.

Fragaria vesca und *Carex muricata* ssp. *contigua* sind Arten, die an einem xerothermen Standorte mit den übrigen Xerophyten studiert wurden. Beide Arten hatten eine maximale Wurzelsaugkraft über 28 atm, was ihnen wiederum ein Vorkommen mit einer breiteren ökologischen Amplitude ermöglicht; sie wachsen ebenso in trockenen Gesellschaften des Unterverbandes *Ulmion*, als auch in xerothermen Gesellschaften des Verbandes *Quercion pubescentis*. Man kann sie eher als Mesophyten bezeichnen, da sie durch ihr Vorkommen nicht an trockene und sonnige Standorte gebunden sind, wie die eigentlichen Xerophyten.

Calamintha clinopodium hatte von allen gemessenen Xerophyten die höchste Wurzelsaugkraft (53 atm), die ich überhaupt gemessen habe. Diese Pflanze hat ein seichtes Wurzelsystem, das in den oberen 10 cm des Bodens konzentriert ist. Am gleichen Standorte wurde an *Cynanchum vincetoxicum* bei Erreichung des Welkungskoeffizienten gleichfalls eine hohe maximale Saugkraft von 37 atm gemessen. *Cynanchum* wurzelt aber tiefer, seine strickartigen starken Wurzeln reichten an dem skeletthaltigen Standorte bis 25 cm unter die Bodenoberfläche.

In der Zeit der langandauernden Trockenheit im August 1962, als alle Exemplare von *Calamintha clinopodium* und *Cynanchum vincetoxicum* schon den Punkt des dauernden Welkens erreicht hatten, gelang es mir, an der

gleichen Lokalität unter vielen Exemplaren von *Viscaria vulgaris* nur ein einziges Exemplar zu finden, das welk war. Da ich keine so hohen Werte der Saugkraft erwartete, so hatte ich Sacharoselösungen für ein niedrigeres Messergebnis vorbereitet, als die Wurzelsaugkraft dieser welken Pflanze war, so dass ein genauer Wert nicht gemessen werden konnte. Bei den übrigen nichtwelken Exemplaren von *Viscaria vulgaris* an dieser Lokalität wurde eine verhältnis-

Tab. 2

Wurzelsaugkraft der am gleichen Standort wachsenden Pflanzen bei einer Bodenfeuchtigkeit im oberen Horizont unter dem Zugänglichkeitsniveau

Datum	Pflanzenart	Zugängl. Wasser in %	Saugkraft in atm	
12. 8.	<i>Viscaria vulgaris</i> <i>Carex contigua</i>	—3,5	16,9	opt. Saugkraft max. Saugkraft
		—3,5	28,6	
14. 8.	<i>Viscaria vulgaris</i> <i>Sanguisorba minor</i> <i>Cynanchum vincetoxicum</i> <i>Calamintha clinopodium</i>	—9,6	19,0	opt. Saugkraft opt. Saugkraft
		—9,6	34,4	
		—9,6	37,0	max. Saugkraft max. Saugkraft
		—9,6	53,0	

mässig niedrige Wurzelsaugkraft gemessen, die sich in den Grenzen der optimalen Werte bewegte, obwohl der Wassergehalt im oberen Bodenhorizonte tief unter den Grenzen der Unzugänglichkeit für Pflanzen lag (Tab. 2). Dass diese Werte relativ niedrig sind, folgt aus dem Vergleiche mit dem Werte der maximalen Saugkraft von *Viscaria vulgaris*, die an in Gefässen gezüchteten Pflanzen gemessen wurde und die 43,7 atm beträgt

Ähnlich wie *Viscaria vulgaris* verhielt sich *Sanguisorba minor*. An der ganzen studierten Lokalität fand ich kein welkes Exemplar. Die Wurzelsaugkraft dieser bisher nichtwelken Pflanzen betrug 36 atm, obwohl der Boden, dem ich die Wurzeln zur Messung entnahm, einen Wassergehalt tief unter den theoretisch errechneten Grenzen der Zugänglichkeit aufwies*) (Tab. 2.) Auch dieser Wert der Saugkraft liegt im Bereich der optimalen Saugkräfte, wenn wir ihn mit dem maximalen Wert der in Gefässen gezüchteten Pflanzen vergleichen (48,3 atm).

Die verhältnismässig niedrige Wurzelsaugkraft (im Bereich der optimalen Werte) und das Fehlen der Anzeichen des Welkens der Blätter und der oberirdischen Teile bei einem Wassergehalt der oberen Bodenschicht unter der errechneten Grenze der Zugänglichkeit für Pflanzen, sind ein gemeinsames Merkmal bei *Viscaria vulgaris* und *Sanguisorba minor*. Beim Studium der unterirdischen Teile beider Pflanzen stellt man fest, dass beide Arten ein tiefreichendes Wurzelsystem haben. *Sanguisorba* hat eine starke pfahlförmige Wurzel, die tief in den Boden reicht, *Viscaria vulgaris* hat tiefreichende strickartige Wurzeln. Die Wurzeln wurden bis in eine Tiefe von 30 cm verfolgt. Die

* Die Grenzen der Wasserzugänglichkeit für Pflanzen wurde durch Multiplikation der maximalen Hygroskopizitätszahl nach Rodewald-Mitcherlich mit dem Koeffizienten 1,5 errechnet

tatsächliche genaue Tiefe konnte an diesem sehr skelettreichen bis blockigen Standorte mit einer felsigen Unterlage aus technischen Gründen nicht festgestellt werden, weil die Wurzeln tiefer in den Lücken zwischen den Schuttblöcken verschwanden.

In vielen Arbeiten, die sich mit der Ökologie der xerothermen Pflanzen befassen, finden wir die Feststellung, dass sich eine langandauernde Trockenheit an den Pflanzen nicht sichtlich bemerkbar macht. Diese Pflanzen hatten nämlich auch während der grössten Trockenheit nicht nur einen normalen Blattturgor und transpirierten normal, sondern auch der osmotische Druck, der als Indikator der Wasserversorgung der Pflanze gemessen wurde, war keinesfalls erhöht und hatte einen optimalen Wert. Es sind dies vor allem die Studien von VOLK (1930/31, 1937, HEILIG (1930/31), MÜLLER-STOLL (1935/36) und HÄRTEL (1936). In allen diesen Fällen handelte es sich immer um tiefwurzelnde Arten. Auch WALTER (1929, 1960) weist in seinen Arbeiten auf die enge Beziehung zwischen der Tiefe des Wurzelsystems und dem niedrigen osmotischen Druck der Blätter bei Xerophyten in Trockenperioden hin. Alle xerothermen Pflanzen dieses Charakters werden nach VOLK (1937) in die ökologische „parastenoohyde“ oder nach WALTER (1960, p. 209) in die „hydrostabile euryhyde“ Gruppe zusammengefasst. Sie haben einen autökologischen Charakter, der mit dem autökologischen Charakter echter Steppen- oder Wüstenpflanzen übereinstimmt. Einige in ariden Gebieten verbreitete Pflanzen sind nämlich fähig, die Trockenzeit zu überleben, ohne dass ein Wasserdefizit in ihren Blättern festgestellt worden wäre (sie vertragen dieses Defizit nicht einmal), und der osmotische Druck ihrer Blätter bleibt stetig niedrig, wie aus den Ergebnissen der Studien folgender Autoren hervorgeht: OPPENHEIMER (1932), STOCKER (1933), BIRAND (1939, 1955) und WALTER (1932, 1962, p. 483). Es sind dies wieder Pflanzen mit tiefen Wurzeln. OPPENHEIMER (1961, p. 120) fasst daher diese xerophyten, tiefwurzelnden Pflanzen, die ihren Wasserverbrauch während der Trockenzeit nicht einschränken, deren Kutikula nicht verdickt und deren Wasserdefizit nie erhöht ist, in eine ökologische Gruppe zusammen, die als Pseudoxerophyta bezeichnet wird.

Die kausale Abhängigkeit der genügenden Wasserversorgung der Blätter von der Tiefe des Wurzelsystems wurde von den oberwähnten Autoren ohne Kenntnis der Wasserhältnisse innerhalb der Wurzeln selbst empirisch festgestellt.

Die Erklärung des Wassertransportmechanismus in der Pflanze und damit auch die Beziehung zwischen der Hydratur der Wurzel und dem oberirdischen Teil kann man in den Ergebnissen einer Reihe experimentell durchgeführter Messungen der Saugkraft der einzelnen Wurzeln des Wurzelsystems finden, die ich an der Esche (SLAVÍKOVÁ 1966) durchführte. Diese Ergebnisse beziehen sich nicht nur auf das Wurzelsystem der Esche, obwohl sie von den Messungen an der Esche ausgehen, sondern sie haben allgemeine Gültigkeit. Das Wasser wird in die Wurzeln aus dem Boden aufgesaugt, solange die Saugkraft des Bodens kleiner als die der Wurzeln ist. Daher wird bei Steppenpflanzen dieses Typs von den bis in die tiefsten, noch genügend feuchten Bodenschichten reichenden Wurzeln das Wasser aufgesaugt. Von dort steigt es infolge des sich bildenden Gradienten der Saugkräfte durch das Wurzelgewebe so, dass es sich in der Richtung von der niedrigsten zur höheren Saugkraft bewegt, und zwar ohne Rücksicht auf die Polarität der Pflanze (SLAVÍKOVÁ 1964) [„Negativer“ und „positiver“ Wassertransport der Pflanze]. Im Falle der entstandenen Gradienten der Saugkräfte zwischen zwei Wurzelästen (Wurzeln eines Wurzelsystems von verschieden feuchtem Boden umgeben) kann Wasser in die Wurzeln transportiert werden, welche eine höhere Saugkraft besitzen. Damit werden die Saugkräfte fortlaufend in der Richtung zur niedrigsten Saugkraft, die innerhalb des Wurzelsystems vorhanden ist, erniedrigt und so ausgeglichen.

Bei den oben genannten tiefwurzelnden Xerophyten ist der Gradient der Saugkräfte innerhalb des Wurzelsystems dadurch bestimmt, dass der proximale Teil des Wurzelsystems von einem „trockenen“ Boden des oberen Bodenhorizontes umgeben ist, während der distale Teil des Wurzelsystems in einen Boden mit höherem Wassergehalt reicht. So entsteht ein Gradient der Saugkräfte innerhalb des Wurzelsystems, der den positiven Wassertransport durch die Wurzel und durch die Pflanze ermöglicht. Das grosse Gefälle der Saugkräfte wird dadurch erhalten, dass sich eben im proximalen Teil des Wurzelsystems die Saugkraft infolge des Absaugens des Wassers aus diesen Wurzeln durch den sie umgebenden trockenen Boden stetig erhöht, während der distale Teil des Wurzelsystems die Möglichkeit hat, durch stetes Saugen einer genügenden Wassermenge aus dem feuchten Boden die niedrige Saugkraft zu er-

halten. Dieser positive Wassertransport in der Richtung der gesamten Transpirationsströmung) durch die Pflanzen wird auch durch die Verdunstungskraft der atmosphärischen Umwelt der oberirdischen Teile der Pflanzen an diesem Standortstyp unterstützt.

Die Erklärung der Wassertranslokation bei Steppenpflanzen wird auch durch die Versuchsergebnisse unterstützt, die VOLK (1930/31, p. 174), zwar in anderer Absicht und daher auch mit einer anderen Interpretation, durchführte. Im Bestreben, maximale osmotische Werte der Blätter bei der „parastenohydratischen“ Pflanze *Jurinea* zu erhalten, reduzierte dieser Autor das Wurzelsystem der Pflanze auf ein Fünftel. In dem Falle, wenn eine tiefreichende Wurzel belassen wurde, erhöhte sich der osmotische Wert der Blätter nicht. Im anderen Falle, wenn nur die nicht tiefreichenden Seitenwurzeln erhalten blieben, stieg der osmotische Wert der Blätter. Aus diesen Ergebnissen folgt die Tatsache, die der Autor nicht erwog, dass die Sättigung der Pflanze mit Wasser nicht vom ganzen Wurzelumfang bestimmt wurde, sondern von der Möglichkeit der Wasseransaugung aus den feuchteren Bodenhorizonten und der Bildung eines Gradienten für den positiven Wassertransport.

Zusammenfassung

Auf Grund erörterten Tatsachen kann man alle 18 untersuchten Kräuterarten von beiden Standortstypen auf folgende Art klassifizieren. Das Kriterium bei dieser Unterscheidung der Pflanzen bilden zwei Faktoren, die sich bei der Konkurrenz der Kräuter im Wurzelraum als charakteristisch erwiesen. Es sind dies die maximale Wurzelsaugkraft und die Morphologie des Wurzelsystems. Die Höhe der maximalen Wurzelsaugkraft ist, wie bereits angeführt, für eine bestimmte Art spezifisch und daher genetisch gegeben, wogegen die Morphologie des Wurzelsystems ausser den grundlegenden genetisch gegebenen Eigenschaften auch durch die Boden-umwelt bedeutend modifiziert wird.

1. In die erste Gruppe der zum Messen ausgewählten Kräuterarten gehören die mesophyten „Hain“-Arten, die eine niedrige maximale Wurzelsaugkraft (bis 20 atm) besitzen und deren Wurzelsystem im oberen Bodenhorizont (etwa bis 25 cm unter der Bodenoberfläche) konzentriert ist. Es sind dies: *Milium effusum*, *Asarum europaeum*, *Lamium galeobdolon*, *Viola riviniana*, *Aegopodium podagraria*, *Hepatica nobilis*, *Mercurialis perennis*, *Stellaria holostea*, und *Pulmonaria officinalis*. Diese Kräuter sind daher an den Wassergehalt der oberen Bodenschicht angewiesen. Bei Austrocknung dieses Bodenraumes steigt parallel auch die Saugkraft dieser Wurzelsysteme infolge des dynamischen Gleichgewichtes zwischen der Saugkraft des Bodens und der in ihm wachsenden Wurzeln. Die verhältnismässig niedrige maximale Wurzelsaugkraft dieser Kräuter beschränkt die Möglichkeit der Wasseransaugung durch die Wurzeln in einem noch nicht ganz „trockenen“ Boden der Rhizosphäre.

2. Die restlichen 9 Arten der untersuchten Kräuter hatten eine höhere maximale Wurzelsaugkraft als 20 atm und bilden die zweite Gruppe. Es sind dies: *Geum urbanum*, *Fragaria vesca*, *Carex muricata*, ssp. *contigua*, *Lamium maculatum*, *Poa trivialis*, *Cyananchem vincetoxicum*, *Viscaria vulgaris*, *Sanguisorba minor*, *Calamintha clinopodium*. Die Arten dieser Gruppe kann man nach der Tiefe des Wurzelsystems in folgende zwei Untergruppen teilen:

a) Kräuter mit einem seichtem Wurzelsystem, die an den Wassergehalt in den oberen Bodenhorizonten angewiesen sind. In der Trockenzeit, bei Austrocknung der Bodenoberfläche, steigt ihre Wurzelsaugkraft bis zum Maximalwerte. Von dem untersuchten Pflanzenkomplex sind dies: *Geum urbanum*, *Fragaria vesca*, *Carex muricata* ssp. *contigua*, *Lamium maculatum*, *Poa trivialis*, *Cyananchem vincetoxicum* und *Calamintha clinopodium*.

b) Die restlichen zwei Kräuter *Viscaria vulgaris* und *Sanguisorba minor* hatten ein bis in tiefere Bodenhorizonte reichendes Wurzelsystem, die trotz der Trockenzeit genügend feucht bleiben. Sie waren daher nicht vom Wassergehalt der oberen Bodenschichten abhängig. Die Saugkraft ihrer Wurzeln verblieb auch über die langandauernde Trockenzeit stets im Bereich der optimalen Werte der Saugkräfte.

Diese Klassifikation der untersuchten Kräuter nach der Höhe der maximalen Wurzelsaugkraft, der Tiefe und der Morphologie des Wurzelsystems bildet die Grundlage der Klassifikation der Konkurrenzfähigkeit dieser Pflanzen im Wurzelraum.

Wenn zwei nebeneinander wachsende Kräuter ihr Wurzelsystem im selben Rhizosphärenhorizonte konzentriert haben, dann wird die absolute Höhe des Wertes der maximalen Saugkraft zum entscheidenden Konkurrenzfaktor. Die Pflanze, die eine höhere maximale Wurzelsaugkraft hat, kann Bodenwasser bei Austrocknung des Bodens länger aufsaugen als die Pflanze mit einer niedrigeren maximalen Saugkraft.

Wenn das Wurzelsystem zweier miteinander wachsenden Pflanzen in verschiedene Boden-

tiefen reicht, entscheidet nicht nur die absolute Höhe der maximalen Saugkraft dieser Pflanzen, sondern auch die Morphologie ihrer Wurzelsysteme. Da der Boden in der Periode der sommerlichen Trockenheit meistens von der Bodenoberfläche in der Richtung zur Bodentiefe austrocknet, so hat die Pflanze mit einem seichten, auf diesen ausgetrockneten Bodenhorizont beschränkten Wurzelsystem eine höhere Saugkraft als die Pflanze, deren Wurzeln bis in einen tieferen, noch verhältnismässig feuchteren Bodenhorizont reichen. Diese Pflanze hat eine niedrigere Saugkraft infolge des Ausgleiches der Saugkräfte innerhalb des ganzen Wurzelsystems. Deshalb ist es ausgeschlossen, dass bei einer niedrigen Saugkraft der oberen Wurzeln eine Wasseransaugung aus der ausgetrockneten Bodenoberfläche entstehen könnte. Vom Gesichtspunkt der Wurzelsaugkraft aus konkurrieren in diesem Stadium zwei solche Pflanzen einander nicht.

Literatur

- ASHBY E. et WOLF R. (1947): A critical examination of the gravimetric method of determining suction force. — *Ann. of Bot.*, NS 11 : 261—268.
- BIRAND H. (1939): Untersuchungen zur Wasserökologie der Steppenpflanzen bei Ankara. — *Jb. wiss. Bot.* 87 (1) : 93—172.
- (1955): The effects of rainfall on steppe vegetation and roots as a factor in its hydration. — *Plant Ecol. Proc. of the Montpellier Symp.*, Unesco : 60—63.
- DOSTÁL J. (1950): Květena ČSR. — Praha, 2269 p.
- DOVOLILOVÁ-NOVOTNÁ Z. (1961): Geobotanická studie lesních společenstev nivy Labe a Ohře. — Kandidát. diser. pr., Biol. úst. ČSAV Praha, 170 p., ms.
- GENKEL P. A. (1946): Ustoječivost rastěnij k zasuche i puti jejo povyšeniija. — *Trudy Inst. Phys. Ras. AN SSSR* 5 : 1—238.
- HÄRTEL O. (1936): Pflanzenökologische Untersuchungen an einem xerothermen Standort bei Wien. — *Jb. wiss. Bot.* 83 : 1—58.
- HEILIG H. (1930/31): Untersuchungen über Klima, Boden u. Pflanzenleben des Zentralkaiserstuhls. — *Ztschr. f. Bot.* 24 : 225—279.
- KLIKA J. (1950): Xerothermní travinná společenstva v Českém Středohoří. — *Rozpr. II. tř. čes. akad.* 60 : 1—47.
- (1957): Poznámky k fytoecologii a typologii našich xerothermních doubrav (sv. *Quercion pubescentis*). — *Sborník ČSAZV* 3 : 569—596.
- (1958): Fytoecologické poměry polesí Dřevíe a Žlubinec na Křivoklátsku. — *Acta Univ. Carol.* 215—266.
- MAXIMOV N. A. et PĚTINOV N. S. (1948): Opredělenieосуšej sily listěv metodom kompensacii i pomoščiu refraktometra. — *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 62 : 537—540.
- MIKYŠKA R. (1963): Lesy v Zálabí Východočeské nížiny. — *Rozpr. čes. Akad. Věd, ser. matem.-nat.* 73 (15) : 1—91.
- MÜLLER-STOLL W. R. (1935/36): Ökologische Untersuchungen an Xerothermpflanzen des Kraichgaus. — *Ztschr. f. Bot.* 29 : 161—253.
- OPPENHEIMER H. R. (1932): Zur Kenntnis der hochsommerlichen Wasserbilanz mediterraner Gehölze. — *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 50 : 185—245.
- (1961): L'adaptation a la sécheresse: Le xérophytisme. — *Recherches sur la zone aride XV. Unesco* : 115—155.
- SLATYER R. O. (1957): The significance of the permanent wilting percentage in studies of plant and soil water relations. — *Bot. Rev.* 23 : 585—636.
- SLÁVIKOVÁ J. (1963a): Eine ökologische Methode zur Wurzelsaugkraftmessung. — *Preslia* 35 : 241—242.
- (1963b): A critical evaluation of the determination of the root suction force. — *Acta Univ. Carol.* : 245—254.
- (1964): Horizontaler Gradient der Saugkraft eines Wurzelastes und sein Zusammenhang mit dem Wassertransport in der Wurzel. — *Acta horti botan. Pragensis* 1963 : 83—79.
- (1966): Levelling up of the suction force values in different parts a root system. — *Biologia Plant.* 1.
- STOCKER O. (1933): Untersuchungen in der ungarischen Alkalisteppe. — *Jb. wiss. Bot.* 78 : 751—856.
- VOLK O. H. (1930/31): Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der Oberrheinischen Tiefebene. — *Ztschr. f. Bot.* 24 : 81—185.
- (1937/38): Untersuchungen über das Verhalten des osmotischen Wertes von Pflanzen aus steppenartigen Gesellschaften u. lichten Wäldern des mainfränkischen Trockengebietes. — *Ztschr. f. Bot.* 32 : 65—149.
- WALTER H. (1931): Die Hydratur der Pflanze u. ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. — Fischer, Jena.

- (1932): Die Wasserverhältnisse an verschiedenen Standorten in humiden u. ariden Gebieten. — Beih. bot. Cbl. 49 : 495—514.
- (1960): Einführung in die Phytologie. B. III. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. I. Standortslehre. — 2. Aufl. Stuttgart.
- WALTER H. (1962): Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung. I. Die tropischen und subtropischen Zonen. — Fischer, Jena.
- WALTER H. et E. (1929): Ökologische Untersuchungen des osmotischen Wertes bei Pflanzen aus der Umgebung des Balatons in Ungarn während der Dürrezeit 1928. — *Planta* 8 : 571—624.

Kritika a bibliografie

Erik Zeuthen (Ed.):

Synchrony in Cell Division and Growth

Interscience Publishers, a division of John Wiley & Sons Inc., New York—London—Sydney, 1964; 630 stran, cena 132 šil.

Cyklický proces buněčného dělení je jedním ze základních projevů života a je důkladně studován od samých začátků cytologie z nejrůznějších hledisek. Avšak o vlastním mechanismu dělení je známo poměrně málo. Jednou z překážek, bránících proniknout do fyzikálních, chemických a strukturálních dějů, odehrávajících se v dělicí buňce v přísné koordinaci, jsou malé rozměry individuální buňky. Technika synchronizace buněčného dělení v populaci nebo ve tkáních představuje jednu možnost, jak tyto překážky překonat. V synchronně se dělicí kultuře buněk jsou totiž v daném okamžiku vlastnosti všech buněk analogické vlastnostem jediné buňky. V posledních letech bylo uveřejněno velké množství prací vycházejících ze synchronizačního postupu a získané výsledky dovolují vyslovit některé obecné závěry. O to se též pokouší kniha vydaná jedním ze zakladatelů studia synchronního růstu Erikem Zeuthenem, známým protozoologem Biologického ústavu Carlsbergské nadace v Kodani.

V první části symposia jsou články o synchronním buněčném a jaderném dělení ve tkáních vyšších rostlin (R. O. Erickson) a o přirozeně synchronním dělení a o mitotických gradientech v živočišných tkáních (I. Agrell). Nejvíce místa je pochopitelně věnováno synchronnímu dělení buněk mikroorganismů (druhá část symposia). Vynikající rozbor normálního cyklu buněčného dělení (D. M. Prescott) tvoří úvod ke skupinám prací pojednávajících o synchronním dělení u prvoků, řas, hub a kvasinek. Protozoologické studie jsou zaměřeny na synchronizační účinek změny teploty u bičíkovce *Tetrahymena pyriformis* (E. Zeuthen). S tímto prvokem bylo pracováno i v pokusech sledujících strukturální vývoj (N. E. Williams), biochemické projevy (O. H. Scherbaum) a metabolismus nukleotidů (P. Plesner). Indukci synchronního dělení u améb věnovali pozornost R. J. Neff a R. H. Neff. Rovněž řasy jsou vhodnými organismy pro studium procesu dělení buňky. Dlouholetý pracovník v této oblasti a jeden ze zakladatelů synchronizační techniky profesor H. Tamya pracoval s řasou *Chlorella*, další práce (J. W. Hastings a B. M. Sweeney pojednává o mořských dinoflagellátech. T. W. James zvolil jako modelové organismy *Ascia longa*, *Euglena gracilis* var. *bacillaris* a *Polytomella agilis*. Synchronizační studie s kvasinkami popisuje D. H. Williamson, aktivitu enzymů (peptidáz, proteináz a disulfidreduktázy) u kvasinek sledovali B. Sylván a B. Thorell. Fysiologické a biochemické aspekty klíčících konidiospor u *Aspergillus niger* studoval T. Yanagita. Synchronizace buněčného dělení bakteriálních populací byla v poslední době obohacena zavedením filtrační techniky (Y. Maruyama) a změnami ve výživě (V. W. Burns). Podobným způsobem je možno pracovat i s populacemi individuálních živočišných buněk v kultuře (C. A. Newton). Studium dělení buněk v synchronizovaných i nesynchronizovaných kulturách přináší řadu závažných matematických problémů, jimž jsou věnovány v symposiu tři pojednání (A. Campbell, J. R. Cook a T. W. James, J. Engelberg). Závěrem jsou podrobně popsány a kriticky zhodnoceny technické postupy synchronizace u různých typů buněk.

Soubor článků shrnutých v symposiu je jedinečný a vůbec první svého druhu a i když mezi autory nejsou zastoupeni všichni přední pracovníci v této oblasti, stane se kniha jistě na dlouhou dobu pramenem informací pro začínající i pokročilé badatele z nejrůznějších odvětví biologie. Není pochyb, že studium synchronizovaných buněk může přinést v blízké budoucnosti závažné objevy jak v základních otázkách (mechanismus buněčného dělení a jeho regulace, vztahy mezi buněčnými strukturami a funkcí, procesy morfogeneze atd.), tak i v otázkách praktického rázu (množení nádorových buněk, zásahy do embryogeneze živočichů, některé vztahy mezi parazitem a hostitelem atd.). Je tedy možno shrnout, že pro naše biology bude Symposium o synchronním růstu a dělení nepostradatelnou příručkou.

J. Stárka